ULTRASTRUCTURES EN RAPPORT AVEC UN TRANSIT D'EAU

ÉTUDE DE LA « CHAMBRE FILTRANTE » DE *CICADELLA VIRIDIS* L. *(HOMOPTERA, JASSIDAE)*

Jean GOURANTON

Groupe de Recherches de Biologie Cellulaire, Faculté des Sciences, 35-Rennes

1968

JOURNAL DE MICROSCOPIE — Vol. 7, n° 4 - *1968* - pp. 559 à 574

JOURNAL DE MICROSCOPIE

Le « Journal de Microscopie », créé en 1962, est publié par les soins de la Société Française de Microscopie électronique avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique.

Le « Journal de Microscopie » paraît tous les deux mois (soit six numéros par an) et publie des articles originaux portant sur la microscopie et ses applications microscopie classique, électronique, ionique, X, etc...; applications à la cristallographie, à la biologie, à la métallographie, etc...). Le journal accepte des articles en *anglais* et en *allemand.*

Conseil scientifique international :

B. Afzelius, Stockholm
T.F. Anderson, Philadelphie
A. Bairati, Milan
P. Bartl, Prague
E.L. Benedetti, Amsterdam
A. Birch-Andersen, Copenhague
M. Burgos, Mendoza
A. Claude, Bruxelles
V.E. Cosslett, Cambridge
F. Guba, Budapest
E. Kellenberger, Genève
J.B. Le Poole, Delft
E.H. Mercer, Canberra
E. Ruska, Berlin
R. Uyeda, Nagoya

Comité de rédaction :

J. André
R. Bernard
W. Bernhard
M. Bessis
R. Buvat
N. Carasso
R. Castaing
R. Couteaux
G. Dupouy
E. Fauré-Fremiet
C. Fert
S. Goldsztaub
P. Grivet
A. Guinier
F. Haguenau
P. Lépine
C. Magnan
A. Oberlin
P. Pério
F. Perrier
J. Philibert
D. Picard
A. Policard
A. Saulnier
J.P. Thiéry

Le secrétariat de rédaction est assuré par A. Oberlin et J. Philibert, la rédaction en chef par P. Favard.

ABONNEMENTS

	1962, 1963 1964, 1965 (par volume)	1966	1967, 1968 (par volume)
Laboratoires et Firmes ..	100,- F 21,- US$	140,- F 30,- US$	200,- F 42,- US$
Particuliers, *à titre strictement privé*	80,- F 17,- US$	100,- F 21,- US$	140,- F 30,- US$
Membres de la S.F.M.E., *à titre strictement privé*	50,- F 10,50 US$	65,- F 14,- US$	80,- F 17,- US$
Numéro séparé	20,- F 4,50 US$	30,- F 7,- US$	35,- F 8,- US$

La souscription doit être envoyée à la :
Société Française de Microscopie Electronique
Ecole Normale Supérieure — Laboratoire de Botanique
24, rue Lhomond — Paris 5e.

Le paiement peut être fait :

par chèque bancaire, ou par virement postal (C.C.P. Paris 10 797-33), établi **au nom de la Société Française de Microscopie Electronique.**

Tous ces prix sont nets de toute remise.

UNIV. LEIDEN BIBL.

J. Microscopie (1968), **7**, 559-574

ULTRASTRUCTURES EN RAPPORT AVEC UN TRANSIT D'EAU *

ÉTUDE DE LA « CHAMBRE FILTRANTE » DE *CICADELLA VIRIDIS* L. *(HOMOPTERA, JASSIDAE)* *

Jean GOURANTON

Groupe de Recherches de Biologie Cellulaire, Faculté des Sciences, 35-Rennes

INTRODUCTION

Chez les Homoptères *Cicadoidea* le tube digestif se complique par suite du rapprochement entre, d'une part, l'intestin moyen initial et, d'autre part, l'intestin moyen terminal et les régions proximales des tubes de Malpighi. L'intestin moyen initial se dilate dorsalement formant une poche. L'intestin moyen terminal et les tubes de Malpighi s'insinuent sous la couche musculaire de cette poche. Le dispositif ainsi réalisé est connu sous le nom de « *chambre filtrante* ». Il montre de grandes variations d'une famille à l'autre (Licent, 1912; Mukharji, 1961) et même quelquefois au sein d'une même famille. Ainsi trouve-t-on des insectes *Jassidae* à chambre filtrante bien développée, d'autres chez qui elle est très simple (Dobroscky, 1931; Quadri, 1949; Saxena, 1955; Licent, 1912; Mukharji, 1961; Munk, 1967). Chez les *Typhlocybidae* la chambre filtrante est rudimentaire (Willis, 1949).

C'est Licent qui le premier a émis une interprétation fonctionnelle de ce dispositif. Il servirait à « évacuer par filtration la majeure partie de l'eau de succion ». L'auteur, étudiant les Cercopides, souligne que

*Cet article recouvre en partie le travail d'une thèse de doctorat d'état ès Sciences Naturelles soutenue à la Faculté des Sciences de Rennes en 1968.

la minceur des épithéliums rapprochés constitue une bonne condition pour un filtre. Licent relate à l'appui de son interprétation que l'intestin moyen des Cercopides présente des obstacles qui ne permettraient pas le passage de toute la sève ingérée. Pourtant, Pesson (1944) fait remarquer qu'aucune preuve ne justifie le passage de l'eau par voie raccourcie telle que la concevait Licent. Reprenant l'expérience de l'aliment coloré de ce dernier auteur, Pesson conclut à un rôle tout à fait accessoire de la chambre filtrante dans l'évacuation de l'eau alimentaire et ne reconnaît aucune signification fonctionnelle à ce dispositif.

La chambre filtrante des Homoptères *Cicadoidea* est-elle une spécialisation fonctionnelle ? Nous avons cherché à notre tour à répondre à cette question. Nos observations histochimiques et ultrastructurales nous ont déjà fait apparaître diverses particularités du tube digestif et des tubes de Malpighi des Homoptères *Cicadoidea*. Mais il nous a semblé qu'une étude ultrastructurale de la chambre filtrante, en parallèle avec une expérimentation, nous permettrait de connaître son rôle.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nos observations portent sur *Cicadella viridis* L. *(Homoptera, Jassidae)*. L'insecte vit sur les plantes des prairies humides et s'accommode fort bien du saule pour son élevage au laboratoire.

Pour l'observation au microscope électronique les chambres filtrantes ont été fixées par l'osmium à 2 % dans un tampon de pH 7,2. Nous avons utilisé le tampon cacodylate de 0,025 M à 0,1 M et le tampon phosphate de 0,04 M à 0,2 M. Dans certains cas, du saccharose (0,2 M) a été ajouté au fixateur. Des fixations ont également été faites par la glutaraldéhyde de 1,5 % à 6 % dans un tampon phosphate 0,1 M. Dans ce dernier cas, une post-fixation osmiée a été effectuée. Afin de repérer les régions à forte concentration de sodium, nous avons effectué quelques fixations par le mélange pyroantimoniate de potassium-tétroxyde d'osmium, suivant la technique de Komnick (1962).

Au moment de la fixation certains animaux s'alimentaient normalement, d'autres jeûnaient depuis 12 heures (les Cicadelles supportent difficilement un jeûne plus prolongé), d'autres enfin avaient été mis à pomper de l'eau distillée ou une solution de saccharose molaire ou encore des solutions de Ringer à différentes concentrations, au travers d'une membrane de parafilm. Ajoutons que certaines autres Cicadelles

avaient été soumises, préalablement à la fixation, à des injections d'eau distillée ou de solutions de Ringer à différentes concentrations, dans l'hémocœle ou dans l'intestin moyen antérieur.

OBSERVATIONS

A. *IMPORTANCE DE L'EAU ALIMENTAIRE*

Si l'on observe des Cicadelles pendant leur succion sur une branche de saule, on est étonné par l'abondance du liquide rectal qu'elles rejettent. En émettant une gouttelette toutes les 5 à 10 secondes en moyenne, l'insecte rejette en quelques dizaines de minutes une quantité de liquide équivalant à son propre volume. On conçoit dès lors que les Cicadelles, si elles sont nombreuses sur une même plante, puissent l'affaiblir et quelquefois la faire périr. Des insectes isolés quelques instants de leur plante-hôte recommencent à émettre des gouttelettes rectales quelquefois moins d'une minute après avoir été replacés sur celle-ci. Si le jeûne est prolongé le temps de latence est accru.

B. *ÉTUDE DE LA CHAMBRE FILTRANTE EN MICROSCOPIE PHOTONIQUE* (Figures 1, 2 et Pl. I)

Chez *Cicadella* la dilatation dorsale de l'intestin moyen initial (*i m i*) constitue une poche bilobée, le lobe gauche étant plus antérieur que

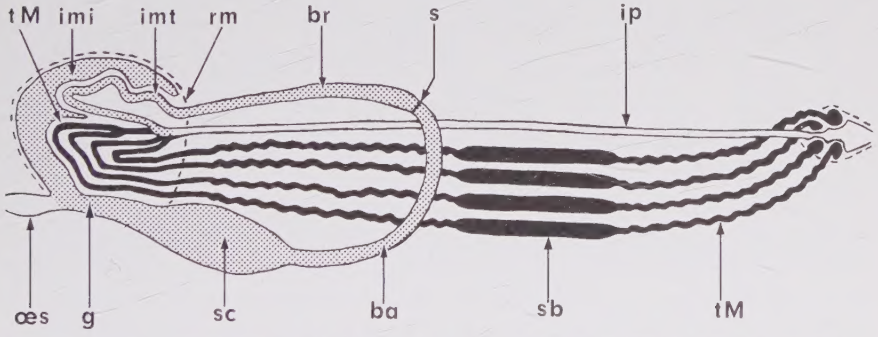


FIGURE 1. Représentation schématique du tube digestif de *Cicadella viridis*. L'œsophage (*œs*) et l'intestin postérieur (*i p*) sont figurés en blanc, les tubes de Malpighi (*t M*) en noir. L'intestin moyen est figuré en pointillé. *b a*, branche aller; *b r*, branche retour; *g*, gouttière; *i m i*, intestin moyen initial; *i m t*, intestin moyen terminal; *r m*, recouvrante musculaire; *s*, séparation entre les deux branches de la boucle; *s b*, segment à brochosomes; *s c*, segment conique.

le lobe droit (Pl. I, fig. *a*). Les tubes de Malpighi (*t M*) et l'intestin moyen terminal (*i m t*) pénètrent dans la paroi de la région postérieure de la poche dont ils refoulent l'épithélium. Ils cheminent alors de façon très sinueuse auprès de cet épithélium, d'abord dans le lobe droit puis dans le lobe gauche et dessinent ainsi une sorte de S. Ils reviennent ensuite de façon plus directe vers l'arrière. Les tubes de Malpighi débouchent dans l'intestin juste avant le pylore (*p*) qui marque la sortie de la chambre filtrante et le début de l'intestin postérieur (*i p*).

Le dispositif de la chambre filtrante atteint chez la Cicadelle la même complexité que chez les Cercopides. Sur des coupes, l'aspect des épithéliums est si uniforme que seules certaines colorations histochimiques permettent de différencier nettement l'intestin moyen initial, l'intestin moyen terminal et les tubes de Malpighi. Seul l'intestin moyen initial possède dans sa bordure en brosse une activité acétylnaphtol-estérasique (Gouranton, 1968*c*). La mise en évidence des sites d'activité de cette enzyme permet par conséquent de suivre les spectaculaires évaginations de l'intestin moyen initial entre l'intestin moyen terminal et les différents tubes de Malpighi (Pl. I, fig. *b*). On peut ainsi avoir

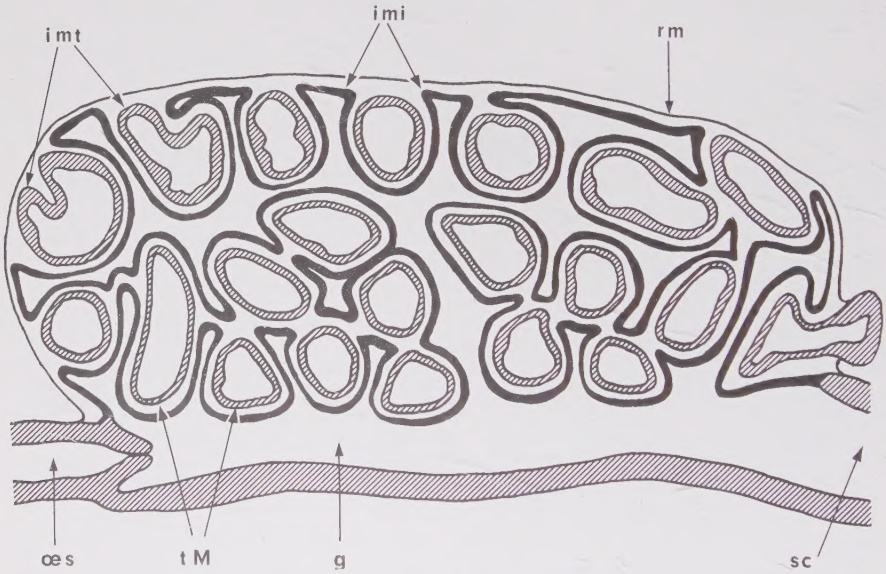


FIGURE 2. Représentation schématique d'une coupe sagittale de la chambre filtrante montrant la très grande surface de contiguïté développée entre, d'une part, l'intestin moyen initial (*i m i*) et, d'autre part, les tubes de Malpighi (*t M*) et l'intestin moyen terminal (*i m t*). Autres lettres comme dans la Figure 1.

Pour la clarté de la figure, l'épithélium de la poche formée par l'intestin moyen initial (*i m i*) a été figuré en noir; tous les autres épithéliums ont été hachurés.

une idée de l'extraordinaire surface de contiguïté développée entre l'intestin moyen initial, d'une part, et l'intestin moyen terminal et les tubes de Malpighi, d'autre part. Par ailleurs la réaction au PAS permet de distinguer les tubes de Malpighi, dont la bordure en brosse est PAS-négative, de l'intestin moyen, qui possède une bordure en brosse PAS-positive sur toute sa longueur.

En dehors des régions participant à la formation de la chambre filtrante, nous distinguerons dans l'intestin moyen plusieurs parties : une gouttière (*g*) ou région ventrale non dilatée de l'intestin moyen initial, un segment conique (*s c*), une boucle intestinale constituée de deux régions d'aspect différent (une branche aller, *b a*; une branche retour, *b r*) qui montrent une séparation très nette (*s*).

C. *ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE CHEZ DES ANIMAUX NORMALEMENT ALIMENTÉS*

La chambre filtrante est isolée du reste de l'hémocœle par une enveloppe musculo-trachéolaire. Quelques fibres musculaires sont rencontrées à l'intérieur de la chambre filtrante entre les épithéliums intestinaux et malpighiens. Les cellules qui constituent ces minces épithéliums portent toutes des microvillosités et possèdent des invaginations importantes de la membrane plasmatique basale. Les jonctions intercellulaires sont pour la plupart entièrement septales (Gouranton, 1967*c*). Contrairement aux coupes examinées en microscopie photonique, il est possible de distinguer tout de suite l'intestin moyen initial de l'intestin moyen terminal et des tubes de Malpighi, grâce à la longueur des microvillosités et à la forme des invaginations plasmatiques basales (Pl. II, fig. *a*; Pl. III, fig. *a*).

1. Poche formée par l'intestin moyen initial (Pl. IV)

La longueur des microvillosités est d'environ 0,5 µ. Les replis de la membrane plasmatique basale sont tubulaires et montent jusque dans la région apicale des cellules. Le long de ces invaginations tubulaires, la membrane plasmatique porte sur sa face externe, donc à l'intérieur des tubules, des densifications périodiques hautes de 60 Å environ et disposées en anneaux espacés de 150 Å en moyenne. Ces anneaux contribuent à donner un aspect strié aux coupes tangentielles des invaginations tubulaires (Pl. IV, fig. *b*). La hauteur des cellules, y compris les microvillosités, peut quelquefois être réduite à 1 µ environ. Les invaginations tubulaires de la membrane plasmatique basale peuvent alors

se rapprocher à moins de 0,05 µ de la membrane plasmatique apicale (Pl. IV, fig. *a*). Les mitochondries, petites et peu denses, sont toutes situées dans la région apicale des cellules. L'épithélium de l'intestin moyen initial forme parfois de nombreux replis (Pl.III, fig. *b*).

Les ultrastructures que nous venons de décrire caractérisent uniquement la partie dilatée ou poche de l'intestin moyen initial, c'est-à-dire la région contiguë à l'intestin moyen terminal et aux tubes de Malpighi. La gouttière, ou région ventrale de l'intestin moyen initial qui ne participe pas à la formation de la chambre filtrante, est constituée par des cellules hautes à bordure en brosse peu développée. Les replis de la membrane plasmatique basale ne sont plus tubulaires mais lamellaires. Chez les Cercopides, nous avons vu que ces cellules sécrètent une mucoprotéine (Gouranton, 1967*a*).

2. Intestin moyen terminal et tubes de Malpighi (Pl. V)

Les microvillosités sont plus longues que dans l'intestin moyen initial. Elles mesurent environ 1 µ et peuvent quelquefois représenter sensiblement la moitié de la hauteur totale des cellules. Les invaginations de la membrane plasmatique basale sont très importantes mais lamellaires; elles montent jusque dans la région apicale des cellules. Les mitochondries présentent les mêmes caractères et la même localisation que dans l'intestin moyen initial.

L'intestin moyen terminal a des microvillosités plus denses que les tubes de Malpighi et son épithélium est généralement plus épais, mais nous avons dû faire appel à une réaction histochimique pour les distinguer sûrement. Comme en microscopie photonique, leurs bordures en brosse donnent des résultats différents pour la réaction au PAS, nous avons appliqué aux coupes ultrafines la réaction au complexe d'argent-méthènamine suivant Marinozzi (1961), après une oxydation par l'acide periodique. Les polysaccharides neutres présents dans la bordure en brosse de l'intestin moyen initial et terminal provoquent la formation d'un précipité. La réaction est négative sur les microvillosités des tubes de Malpighi (Pl. VI).

D. *MODIFICATION DES ULTRASTRUCTURES*

1. Influence du fixateur

Alors que les microvillosités des tubes de Malpighi sont toujours peu contrastées, celles de l'intestin sont souvent denses aux électrons et

leur densité varie suivant l'osmolarité du fixateur. Elle devient très grande si le fixateur est hypotonique (Pl. II, fig. *b*) et tend à disparaître avec un fixateur hypertonique (Pl. III, fig. *a*). L'osmolarité du fixateur influe également sur les espaces extracellulaires délimités par les replis lamellaires de la membrane plasmatique basale des tubes de Malpighi et de l'intestin moyen terminal. Par contre les replis tubulaires de l'intestin moyen initial ne sont pas modifiés. Enfin l'importance de la lumière des différents tubes et notamment de l'intestin moyen initial varie beaucoup d'un insecte à l'autre (Pl. II, fig. *a* et Pl. III, fig. *a*) mais est sans rapport avec le fixateur.

2. Modifications induites expérimentalement

Alors que chez les Cicadelles s'alimentant normalement, la chambre filtrante est soumise à de vigoureuses contractions musculaires qui se produisent alternativement dans les deux lobes, celles-ci deviennent faibles chez des animaux jeûnant. Si le jeûne est poursuivi pendant plusieurs heures, la chambre filtrante se dilate par étirement des épithéliums.

Les animaux pompant de l'eau distillée deviennent turgescents et produisent un liquide rectal très abondant. Les modifications observées dans la chambre filtrante sont peu importantes. On assiste à un gonflement du cytoplasme. Ce phénomène est accentué chez des animaux ayant subi une injection d'eau distillée dans la gouttière ou le segment conique, quelques instants avant la fixation.

Chez les animaux pompant une solution saline le volume du liquide rectal expulsé est moins important. Il diminue lorsqu'on augmente la concentration de la solution. En même temps des corps denses se multiplient dans le cytoplasme. Pour une solution très concentrée de Ringer (4 fois la concentration habituelle) les altérations deviennent plus importantes. Des vésicules se détachent des extrémités des microvillosités et deviennent nombreuses dans la lumière de l'intestin moyen initial. Ce phénomène est encore plus net dans l'intestin moyen initial et terminal des animaux pompant une solution de saccharose molaire.

L'injection d'eau distillée ou de solutions salines dans l'hémocœle avant la fixation a peu d'influence sur la chambre filtrante.

E. *LOCALISATION DES FORTES CONCENTRATIONS DE SODIUM*

Chez des animaux normalement alimentés, des précipités de pyroantimoniate de sodium peuvent être observés dans certaines mitochondries

des cellules intestinales et malpighiennes de la chambre filtrante (Pl. VII, fig. *a*). La même observation peut être faite chez des animaux jeûnant (Pl. VII, fig. *b*). Chez les Cicadelles pompant du Ringer le précipité devient plus important dans les mitochondries (Pl. VII, fig. *d*). Dans tous les cas, aucun précipité ne se forme sur les replis de la membrane plasmatique basale (Pl. VII, fig. *c*), contrairement à ce qui s'observe dans la boucle intestinale.

F. *ALIMENTS COLORÉS*

L'expérimentation à l'aide de l'eau tritiée s'étant révélée illusoire par suite des phénomènes de diffusion, nous nous sommes bornés à reprendre l'expérience des aliments colorés déjà utilisée par Licent et Pesson chez les Cercopides. Des rameaux de *Salix babylonica* sont mis à tremper dans des solutions de bleu de méthylène ou de vert d'iode. Au bout de plusieurs heures de succion les Cicadelles rejettent des gouttelettes légèrement colorées.

La dissection montre que le bleu de méthylène est localisé uniquement dans le segment conique. Le colorant est passé dans l'hémolymphe car les régions des tubes de Malpighi situées entre les segments à brochosomes et la chambre filtrante sont colorées.

Au contraire le vert d'iode est localisé dans l'épithélium de la première moitié de l'intestin moyen. La coloration est cependant très faible au niveau de la chambre filtrante. La branche retour de la boucle intestinale, dont l'épithélium n'est pas coloré, laisse passer le colorant dans sa lumière. Aucun indice ne permet de penser que le vert d'iode est passé dans l'hémolymphe.

Si les expériences avec ces deux colorants sont poursuivies pendant plusieurs jours, la coloration du tube digestif et des tubes de Malpighi devient générale, ce qui montre que même le vert d'iode passe dans l'hémolymphe.

DISCUSSION

A. *PARTICULARITÉS DU TUBE DIGESTIF ET DES TUBES DE MALPIGHI EN RAPPORT AVEC L'EXISTENCE D'UNE CHAMBRE FILTRANTE*

Pour expliquer la formation de l'abri spumeux chez les larves de Cercopides, Licent faisait le rapprochement entre l'existence d'une chambre

COLLOQUES INTERNATIONAUX DU C.N.R.S.

N° 162

EXCITATION ÉLECTRONIQUE D'UNE VAPEUR ATOMIQUE

APPLICATION À LA SPECTROSCOPIE

Grenoble, 23-26 mai 1966

Ce colloque a été présidé par M. le Professeur KASTLER, membre de l'Institut, Prix Nobel de Physique.

Par ses nombreuses références et par la diversité des sujets traités, l'ouvrage s'adresse au physicien de l'atome, aussi bien théoricien qu'expérimentateur.

Ouvrage in-8° raisin, 260 pages, relié

PRIX : **35 F**

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

15, quai Anatole-France, PARIS 7e

C.C.P. Paris 9061 11 Tél. : 705 93 39

Le directeur de la publication : Pierre Favard

Imprimerie Louis-Jean - Gap Dépôt légal 313-1968

Brunissen, phototypeur, 30 rue Lebrun, Paris 13e

filtrante et celle d'une région glandulaire dans les tubes de Malpighi. Chez les autres *Cicadoidea,* il notait que, comme le dispositif de la chambre filtrante, la région sécrétrice des tubes de Malpighi montre des grandes variations. Nos observations chez plusieurs *Cicadoidea* (Gouranton, 1968*a*; Gouranton et Maillet, 1967) nous ont montré que les régions sécrétrices des tubes de Malpighi des larves de Cercopides (segments muqueux) ne peuvent pas être homologuées à celles des autres *Cicadoidea* (segments à brochosomes) et que l'importance de ces régions sécrétrices n'a aucun rapport avec la complication de la chambre filtrante.

Licent attribuait des fonctions excrétrices à la branche retour de la boucle intestinale des *Cicadoidea* pour « suppléer aux tubes de Malpighi employés à d'autres fonctions ». Chez les Cercopides, nous avons effectivement observé que de nombreux éléments minéraux s'accumulent dans cette région intestinale (Gouranton, 1967*b* et 1968*b*). Nous y avons notamment décrit la formation de sphérites qui sont généralement rencontrés dans les tubes de Malpighi chez les autres insectes. Cette excrétion par accumulation sous forme de sphérites dans l'épithélium intestinal paraît largement répandue chez les Homoptères pourvus ou non d'une chambre filtrante. Elle est importante chez les Jassides et notamment chez *Cicadella.* Mais c'est chez les Cercopides qu'elle atteint son plus grand développement : les cellules bourrées de concrétions s'hypertrophient et obstruent presque complètement la lumière intestinale. L'obstacle ainsi formé au transit alimentaire devient un argument en faveur de la signification fonctionnelle de la chambre filtrante.

Toutefois, en se basant sur les résultats d'une expérience de succion de sève colorée par le vert d'iode chez les Cercopides, Pesson pense que la majeure partie de l'eau est absorbée dans la branche aller de la boucle puis reprise à l'hémolymphe par les tubes de Malpighi. Nos expériences avec ce colorant chez la Cicadelle nous ont donné des résultats comparables à ceux de Licent et Pesson chez les Cercopides. Mais peut-on en déduire le trajet de la majeure partie de l'eau puisqu'un second colorant, le bleu de méthylène, nous a donné des résultats sensiblement différents.

Il est certain que la branche aller de la boucle constitue une région d'intense activité digestive chez les *Cicadoidea.* De nombreuses enzymes y sont localisées (Gouranton, 1968*c*). De plus l'épithélium porte généralement un revêtement mucopolysaccharidique acide (Gouranton et Maillet, 1965) qui est commun aux cellules absorbantes (Fawcett, 1965). Une certaine quantité d'eau doit être absorbée à ce niveau mais pas la majeure partie car il en résulterait une grande dilution de l'hémolymphe.

B. *RÔLE DE LA CHAMBRE FILTRANTE*

Diverses observations histochimiques nous ont révélé des différences tranchées entre les épithéliums intestinaux et malpighiens de la chambre filtrante des *Cicadoidea* et le reste de l'intestin moyen et des tubes de Malpighi. On note souvent à l'entrée dans la chambre filtrante une perte brusque des enzymes ou des substances stockées (Gouranton, 1968c; Gouranton et Folliot, 1968).

Les observations que nous rapportons chez la Cicadelle montrent que ces épithéliums ont également une ultrastructure particulière, que nous avons d'ailleurs retrouvée dans la chambre filtrante des Cercopides. En dehors de la chambre filtrante, les cellules de l'intestin moyen et des tubes de Malpighi possèdent des replis lamellaires de leur membrane plasmatique basale, mais ces replis sont loin d'être aussi importants que dans l'intestin moyen terminal et dans les tubes de Malpighi de la chambre filtrante. Quant à l'épithélium de l'intestin moyen initial participant à la formation de la chambre filtrante, nous avons vu qu'il présente de curieuses invaginations tubulaires de la membrane plasmatique basale. Celle-ci réalise vers la cellule des replis tout à fait comparables à ceux que la membrane plasmatique apicale réalise vers l'extérieur en produisant les microvillosités. Les invaginations tubulaires de la membrane plasmatique basale ne sont pas modifiées quels que soient le fixateur et l'état physiologique de l'insecte. Les anneaux denses que nous y avons décrits pourraient avoir un rôle dans le maintien de leur rigidité et de leur diamètre.

Des replis de la membrane plasmatique basale furent d'abord observés dans le rein des vertébrés. Ils ont été retrouvés dans de nombreux épithéliums connus pour leur transport d'eau et d'ions (Pease, 1956). Chez les insectes, ils sont bien développés dans les tubes de Malpighi et quelquefois aussi dans l'intestin moyen (Noirot-Timothée et Noirot, 1965; Anderson et Harvey, 1966). Des mitochondries sont associées aux replis en plus ou moins grand nombre et sont l'indice d'un besoin d'énergie. Une activité ATPasique a été souvent localisée sur les replis et considérée comme critère d'un transport actif. Certaines réserves doivent toutefois être faites quant à la valeur de ce dernier caractère (Tormey, 1966).

Dans la chambre filtrante de la Cicadelle, aucune mitochondrie n'est associée aux replis de la membrane plasmatique basale et aucune activité ATPasique ne peut être mise en évidence sur ces replis. Il est par conséquent fort peu probable que les épithéliums intestinaux et malpighiens, inclus dans la chambre filtrante, soient le siège d'un transport actif.

On ne peut donc y envisager un transport de l'eau contre un gradient osmotique ou même en absence de gradient. En effet, dans ces deux dernières conditions, le transport de l'eau, s'il est rarement lui-même un processus actif (Phillips, 1964), est presque toujours la conséquence d'un transport actif des ions (Curran et Mc Intosh, 1962; Diamond, 1964; Diamond et Tormey, 1966). Dans la chambre filtrante, la « filtration » de l'eau sous l'action d'une pression hydrostatique semble difficilement concevable. Seule demeure alors la possibilité d'un transport osmotique passif.

Chez les insectes, les tubes de Malpighi produisent un liquide sensiblement isotonique avec l'hémolymphe (Stobbart et Shaw, 1964). A leur entrée dans la chambre filtrante, les tubes de Malpighi contiendraient donc un liquide ayant approximativement la même pression osmotique que l'hémolymphe, c'est-à-dire supérieure à celle que la sève ingérée présente dans l'intestin moyen initial. Dans la chambre filtrante, un passage de l'eau se fera de l'intestin moyen initial vers les tubes de Malpighi. Le passage doit également se faire vers l'intestin moyen terminal où, par suite de l'absorption de l'eau, la pression osmotique est plus forte que dans l'intestin moyen initial. Le fait que l'espace entre les épithéliums soit isolé du reste de l'hémocœle empêche la dilution de l'hémolymphe par l'eau passant de l'intestin moyen initial dans les tubes de Malpighi ou dans l'intestin moyen terminal. Il convient de remarquer que deux épithéliums différents ayant une même fonction dans le dispositif (intestin moyen terminal, tubes de Malpighi) montrent une convergence de leurs ultrastructures. Ajoutons que des différences ultrastructurales apparaissent entre les cellules où le passage de l'eau se fait du sommet vers la base (intestin moyen initial) et celles où le passage s'effectue de la base vers le sommet (tubes de Malpighi, intestin moyen terminal).

La formation d'un précipité de pyroantimoniate de sodium a été observée dans les mitochondries et sur les replis de la membrane plasmatique basale de cellules connues pour leur transport actif des ions dans le tube digestif des insectes (Noirot et Noirot-Timothée, 1966). Dans les épithéliums participant à la formation de la chambre filtrante chez la Cicadelle nous avons observé, particulièrement chez les animaux pompant une solution de Ringer, un précipité dans les mitochondries dont le rôle dans l'accumulation des ions est bien connu (Lehninger, 1964). Mais, contrairement aux régions libres de l'intestin moyen, nous n'avons jamais obtenu de précipité notable sur les replis de la membrane plasmatique basale. Il ne semble donc pas qu'un transport du sodium s'effectue au niveau de la chambre filtrante.

Finalement, comme le fait remarquer Goodschild (1966), le gradient osmotique qui tend à extraire l'eau de l'intestin moyen initial dans

la chambre filtrante, est le même que celui qui tend à faire passer l'eau dans l'hémolymphe à travers l'épithélium de l'intestin moyen. On peut donc penser qu'une certaine quantité d'eau utilisera cette dernière voie. Cependant la majeure partie de l'eau sera extraite de l'intestin moyen initial au niveau de la chambre filtrante, où son passage sera facilité vers les tubes de Malpighi et l'intestin moyen terminal par la minceur des épithéliums et l'extraordinaire surface développée par les cellules. De plus, les contractions dont la chambre filtrante est le siège, en provoquant un brassage continuel et donc un renouvellement des liquides en présence, favorisent le passage de l'eau. Le dispositif de la chambre filtrante évite une dilution de l'hémolymphe mais le liquide passant dans l'intestin postérieur sera dilué. Celui-ci, très long et très étroit, bordé par des cellules présentant de nombreux critères d'un transport actif (Gouranton, 1968*d*) semble parfaitement adapté pour réabsorber activement les ions de ce liquide hypotonique.

CONCLUSION

L'importance de l'eau alimentaire chez les Homoptères *Cicadoidea* et les obstacles qui s'opposent à son passage par l'intestin moyen chez certains d'entre eux ont conduit les premiers auteurs à rechercher la voie dérivée empruntée par l'eau en excès dans la sève ingérée. Le dispositif de la chambre filtrante semblait tout indiqué pour un passage « par voie raccourcie ». Notons que cette hypothèse permet de rendre compte de la rapidité avec laquelle l'eau est évacuée. L'expérimentation à l'aide de l'eau marquée s'étant avérée illusoire, nous avons accumulé des preuves indirectes qui nous permettent de conclure que la chambre filtrante joue un rôle capital dans le transit de l'eau. Diverses études histochimiques, histoenzymologiques et expérimentales nous ont montré que les épithéliums intestinaux et malpighiens ont une fonction particulière dans la chambre filtrante. Nos observations en microscopie électronique nous y ont révélé l'existence d'ultrastructures comparables à celles des cellules connues pour leur transport d'eau. La convergence des ultrastructures dans des épithéliums différents mais ayant un même rôle dans la chambre filtrante (intestin moyen terminal, tubes de Malpighi) et les différences notées dans deux régions d'un même épithélium ayant des rôles différents (intestin moyen initial, intestin moyen terminal) sont la preuve que l'ultrastructure et la fonction sont étroitement liées. Enfin, l'absence de critères de transport actif dans ces minces

épithéliums où les cellules développent des surfaces extraordinaires, nous permet de penser que le transport de l'eau est assuré par osmose.

Remerciements

Nous remercions M^lles^ Boguais et de Sallier Dupin, ainsi que M. Morille, photographe, pour leur aide précieuse.

RÉSUMÉ

La chambre filtrante des Homoptères *Cicadoidea* est constituée par les deux extrémités de l'intestin moyen et les régions proximales des tubes de Malpighi. L'étude du dispositif chez *Cicadella viridis* montre que les épithéliums, dont l'épaisseur est quelquefois inférieure à 1 µ, sont rapprochés sur de très grandes surfaces. Les surfaces cellulaires sont considérablement augmentées par des microvillosités et des replis de la membrane plasmatique basale. Le dispositif semble parfaitement adapté au passage par osmose de l'eau, en excès dans la sève ingérée, de l'intestin moyen initial vers les tubes de Malpighi et l'intestin moyen terminal. Des différences ultrastructurales apparaissent entre les cellules où le passage de l'eau se fait du sommet vers la base (intestin moyen initial) et celles où le passage s'effectue de la base vers le sommet (tubes de Malpighi, intestin moyen terminal). Ainsi, deux épithéliums différents ayant un même rôle dans le dispositif (intestin moyen terminal, tubes de Malpighi) montrent une convergence de leurs ultrastructures, tandis que deux régions d'un même épithélium ayant des rôles différents (intestin moyen initial, intestin moyen terminal) montrent des ultrastructures différentes.

SUMMARY

The " filter chamber " of the sap-sucking *Cicadoidea (Homoptera)* is formed by the two ends of the midgut and the proximal ends of the Malpighian tubules. The filter system of *Cicadella viridis* has been studied. The epithelia, whose thickness can measure no more than 1 µ, are brought together on a large area. Cellular surfaces are greatly increased by microvilli and folds of the basal plasma membranes. The filter complex seems to be perfectly adapted for water transport by passive osmosis, from the dilute ingesta of the anterior end of the midgut to the Malpighian tubules and the posterior end of the midgut. Ultrastructural differences appear between cells where water transport occur from the top to the bottom (anterior end of the midgut) and those where water transport occur from the bottom to the top (Malpighian tubules, posterior end of the midgut). Thus, two distincts epithelia playing the same part in the filter complex (posterior end of the midgut, Malpighian tubules) have a quite similar ultrastructural pattern, while the two extremities of the midgut, which play distinct roles, have a different ultrastructural pattern.

BIBLIOGRAPHIE

1. Anderson E. et Harvey W.R., 1966. Active transport by the Cecropia midgut. II. Fine structure of the midgut epithelium. *J. Cell Biol.*, **31**, 107-134.
2. Curran P.F. et McIntosh J.R., 1962. A model system for biological water transport. *Nature*, **193**, 347-348.
3. Diamond J.M., 1964. The mechanism of isotonic water transport. *J. Gen. Physiol.*, **48**, 15-42.
4. Diamond J.M. et Tormey J. Mc D., 1966. Role of long extracellular channels in fluid transport across epithelia. *Nature*, **210**, 817-820.
5. Dobroscky I.D., 1931. Morphological and cytological studies on the salivary glands and alimentary tract of *Cicadula sexnotata* (Fallen), the carrier of aster yellow virus. *Contrib. Boyce Thompson Inst. Wisconsin*, **3**, 39-58.
6. Fawcett D.W., 1965. Surface specializations of absorbing cells. *J. Histochem. Cytochem.*, **13**, 75-91.
7. Goodchild A.J.P., 1966. Evolution of the alimentary canal in the *Hemiptera. Biological reviews*, **41**, 97-140.
8. Gouranton J., 1967*a*. Elaboration d'une mucoprotéine acide dans l'appareil de Golgi des cellules d'une portion de l'intestin moyen de divers *Cercopidae*. *C.R. Acad. Sc.*, **D 264**, 2584-2587.
9. Gouranton J., 1967*b*. Accumulation de ferritine dans les noyaux et le cytoplasme de certaines cellules du mésentéron chez des Homoptères Cercopides âgés. *C.R. Acad. Sc.*, **D 264**, 2657-2660.
10. Gouranton J., 1967*c*. Structure des « desmosomes septaux ». *J. Microscopie*, **6**, 505-508.
11. Gouranton J., 1968*a*. Sécrétion d'un complexe muqueux par les tubes de Malpighi des larves de Cercopides *(Homoptera)*. Rôle dans la formation de l'abri spumeux. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 12e série, **10**, 117-126.
12. Gouranton J., 1968*b*. Composition, structure et mode de formation des concrétions minérales dans l'intestin moyen des Homoptères Cercopides. *J. Cell Biol.*, **37**, 316-328.
13. Gouranton J., 1968*c*. Observations histochimiques et histoenzymologiques sur le tube digestif de quelques Homoptères Cercopides et Jassides. *J. Insect Physiol.*, **14**, 569-579.

14. Gouranton J., 1968*d*. Etude ultrastructurale du système cryptonéphridien de *Cicadella viridis* L. *(Homoptera, Jassidae). C.R. Acad. Sc.*, **D 266,** 1403-1406.

15. Gouranton J. et Folliot R., 1968. Présence de cristaux de ferritine de grande taille dans les cellules de l'intestin moyen de *Campylenchia latipes* Say *(Homoptera, Membracidae). Rev. Canad. Biol.*, **27,** 77-81.

16. Gouranton J. et Maillet P.-L., 1965. Sur l'existence d'une membrane péritrophique chez un insecte suceur de sève, *Cicadella viridis* L. *(Homoptera, Jassidae). C.R. Acad. Sc.*, **261,** 1102-1105.

17. Gouranton J. et Maillet P.-L., 1967. Origine et structure des brochosomes. *J. Microscopie,* **6,** 53-64.

18. Komnick H., 1962. Elektronenmikroskopische Localization von Na^+ und Cl^- in Zellen und Geweben. *Protoplasma,* **55,** 414-418.

19. Lehninger A.L., 1964. *The mitochondrion,* W.A. Benjamin, Inc., New York et Amsterdam, 263 p.

20. Licent E., 1912. Recherches d'anatomie et de physiologie comparées sur le tube digestif des Homoptères supérieurs. *La Cellule,* Louvain, **28,** 1-161.

21. Marinozzi V., 1961. Silver impregnation of ultrathin sections for electron microscopy. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **9,** 121-133.

22. Mukharji S.P., 1961. The structure and histology of the alimentary canal of the Homoptera (Hemiptera). *Indian J. Zootomy,* **2,** 56-121.

23. Munk R., 1967. Zur Morphologie und Histologie des Verdauungstraktes zweir Jassiden (*Homoptera, Auchenorrhyncha*) unter besonderer Berücksichtigung der sogenannten Filterkammer. *Z. Wissensch. Zool.*, **175,** 405-424.

24. Noirot C. et Noirot-Timothée C., 1966. Revêtement de la membrane cytoplasmique et absorption des ions dans les papilles rectales d'un Termite *(Insecta, Isoptera). C.R. Acad. Sc.*, **263,** 1099-1102.

25. Noirot-Timothée C. et Noirot C., 1965. L'intestin moyen chez la reine des termites supérieurs. Étude au microscope électronique. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 12e série, **7,** 185-208.

26. Pease D.C., 1956. Infolded basal plasma membranes found in epithelia noted for their water transport. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **2** (suppl.), 203-208.

27. Pesson P., 1944. Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de Coccides. *Monographie des Stations et Laboratoires de Recherches agronomiques.* Versailles, 223-229.

28. Phillips J.E., 1964. Rectal absorption in the desert locust *Schistocerca gregaria* Forskål. I. Water. *J. Exp. Biol.*, **41**, 15-38.

29. Quadri M.A.H., 1949. On the digestive system and the skeleto-muscular structure of the head capsule in the mango-hoppers, *Idiocerus niveosparsus* Leth. and *Idiocerus clypealis* Leth. *(Homoptera, Jassidae). Proc. zool. Soc. Bengal,* **2**, 43-55.

30. Saxena K.N., 1955. The anatomy and histology of the digestive organs and Malpighian tubes of the *Jassidae (Homoptera). J. zool. Soc. India,* **7**, 41-52.

31. Stobbart R.H. et Shaw J., 1964. Salt and water balance : excretion. In *The physiology of Insects,* III. M. Rockstein ed., Acad. Press, Londres. 189-258.

32. Tormey J. Mc D., 1966. Significance of histochemical demonstration of ATPase in epithelia noted for active transport. *Nature,* **210**, 820-822.

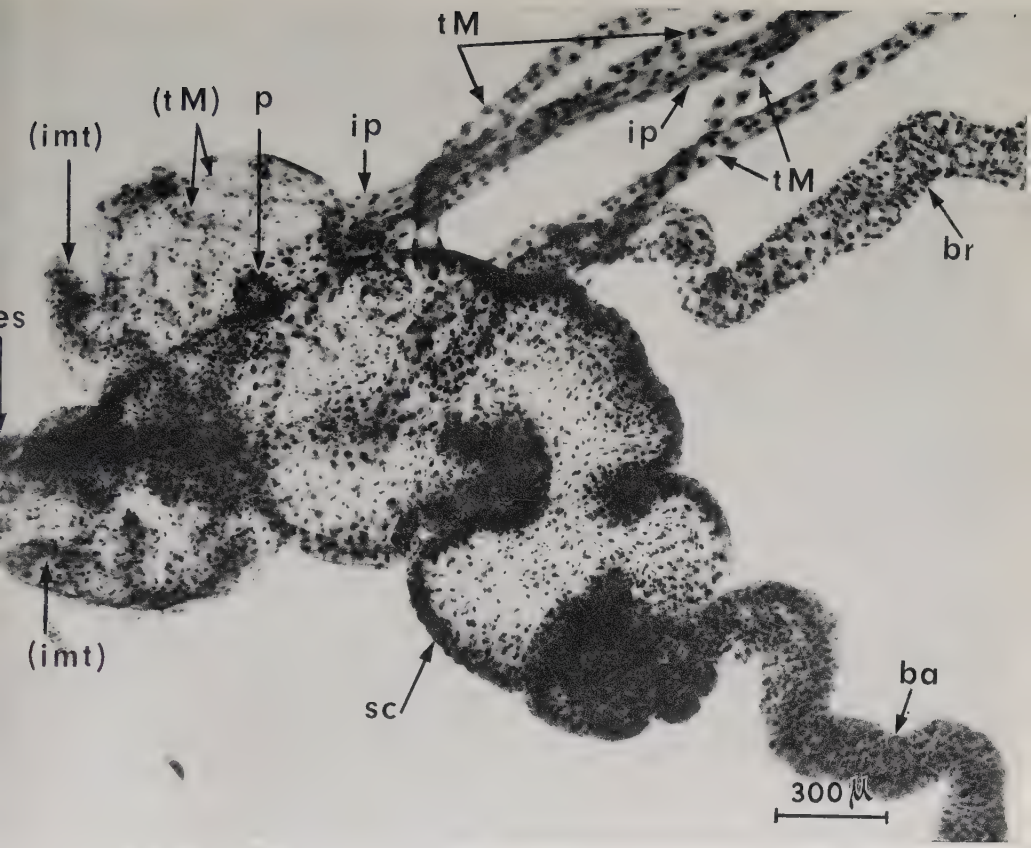
33. Willis D.M., 1949. The anatomy and histology of the head, gut and associated structures of *Typhlocyba ulmi. Proc. zool. Soc. London,* **118**, 984-1001.

Manuscrit reçu le 9 février 1968.

Planche I

Fig. a. — Montage in toto du tube digestif de *Cicadella viridis.* La chambre filtrante est observée dorsalement. Les tubes de Malpighi (*t M*) et l'intestin moyen terminal (*i m t*) vus par transparence à l'intérieur de la chambre filtrante sont indiqués entre parenthèses. *p,* pylore. Autres lettres comme dans la Figure 1. Coloration : Feulgen de masse-vert lumière; × 50.

Fig. b. — Mise en évidence des sites d'activité acétylnaphtolestérasique sur une coupe sagittale de chambre filtrante. De spectaculaires évaginations de l'intestin moyen initial (*i m i*), dont la bordure en brosse est colorée, sont visibles entre les tubes de Malpighi (*t M*) et l'intestin moyen terminal (*i m t*) non colorés; × 180.


tM
(tM)
p
ip
ip
(imt)
tM
br
es
(imt)
sc
ba
300 µ

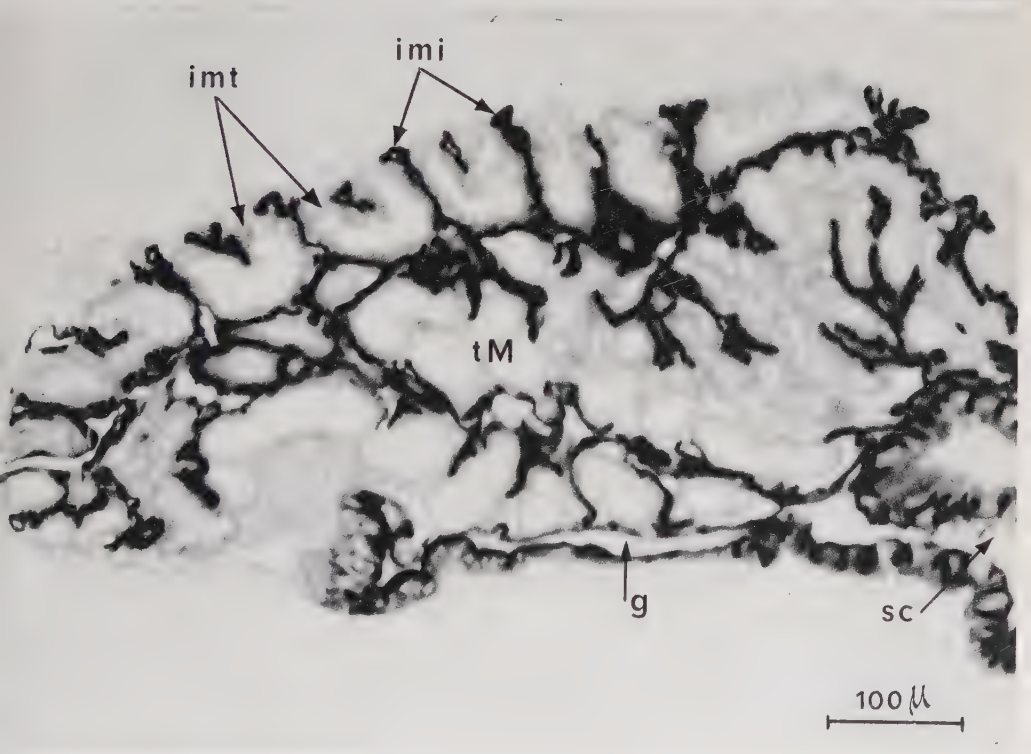
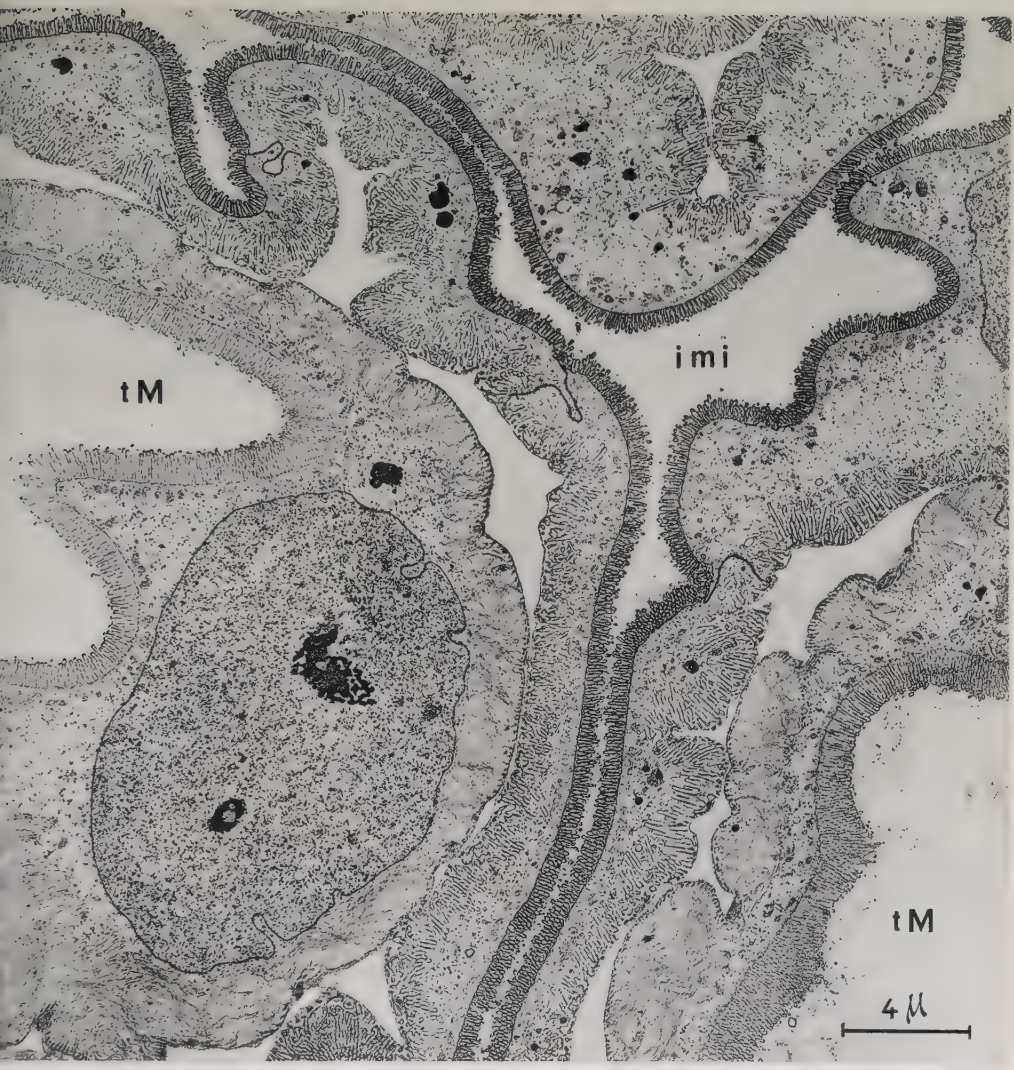

imi
imt
tM
g
sc
100 µ

Planche II

Fig. a. — Observation d'une coupe de chambre filtrante au microscope électronique à un faible grossissement. L'intestin moyen initial (*imi*) s'insinue entre les tubes de Malpighi (*tM*). Fixation : OsO_4 - cacodylate 0,05 M; × 4 300.

Fig. b. — La densité aux électrons des microvillosités de l'intestin augmente après une fixation hypotonique. Fixation : OsO_4 - cacodylate 0,025 M; × 5 400.

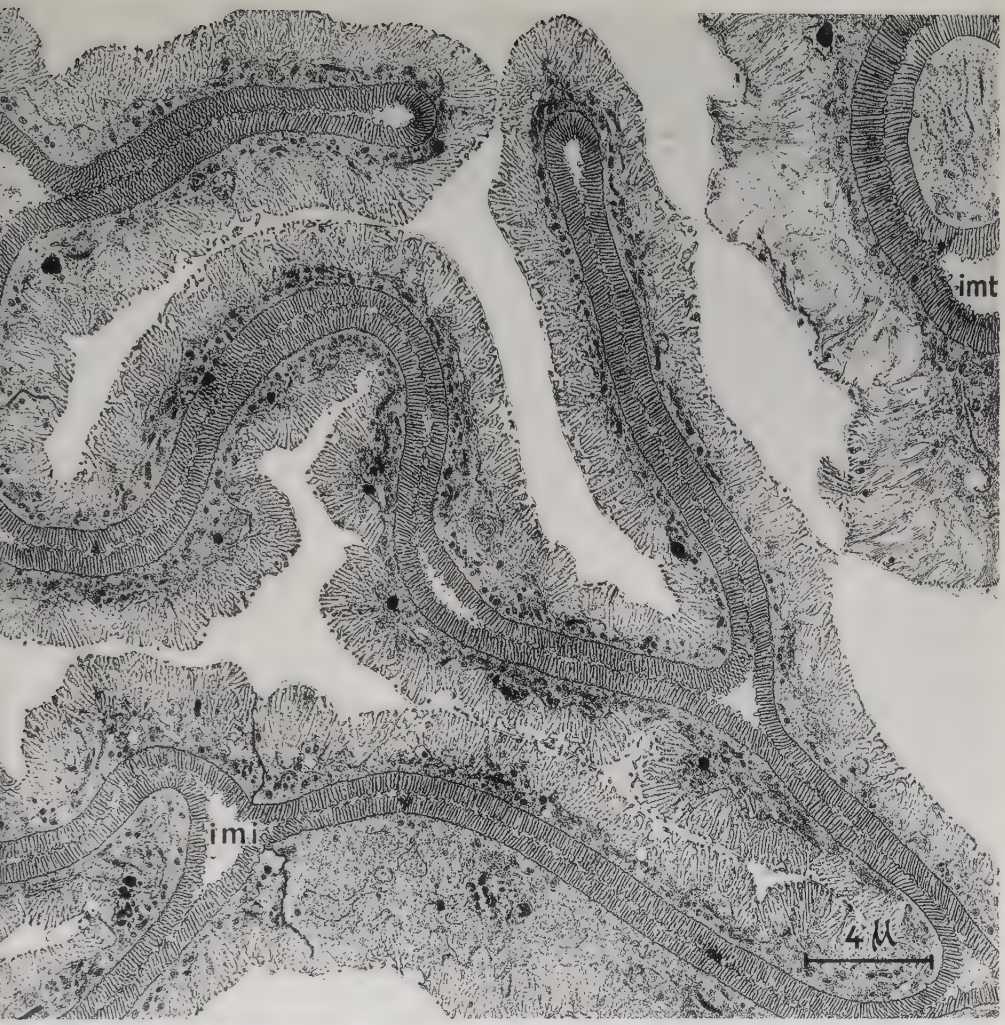

tM
imi
tM
4 µ

imi
4 µ

Planche III

Fig. a. — Vue générale montrant l'intestin moyen initial (*imi*) et l'intestin moyen terminal (*imt*). La lumière intestinale est très réduite. Les microvillosités sont peu contrastées. Fixation : OsO4 - phosphate 0,2 M + saccharose 0,2 M; × 4 300.

Fig. b. — Les replis de l'intestin moyen initial (*imi*) peuvent être très importants. Fixation : glutaraldéhyde 1,5 % - phosphate 0,1 M; post-fixation osmiée; × 5 400.


imt
imi
4 µ

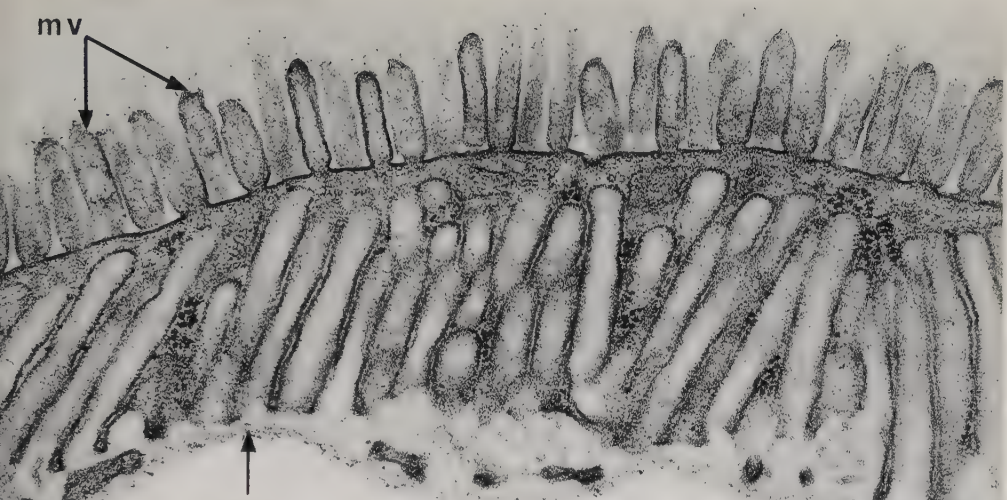
imi
4 µ

Planche IV

Fig. a. — Intestin moyen initial. Les invaginations tubulaires de la membrane plasmatique basale sont coupées longitudinalement; *mb*, membrane basale; *mv*, microvillosités. Fixation : OsO_4 - phosphate 0,1 M; × 50 000.

Fig. b. — Intestin moyen initial. Les invaginations tubulaires, coupées tangentiellement, ont un aspect strié. Fixation : OsO_4 - cacodylate 0,05 M; × 72 000.

Fig. c. — Détail de la figure précédente montrant, en coupe transversale, les anneaux denses des invaginations tubulaires; × 160 000.


mv
mb
0,3 µ

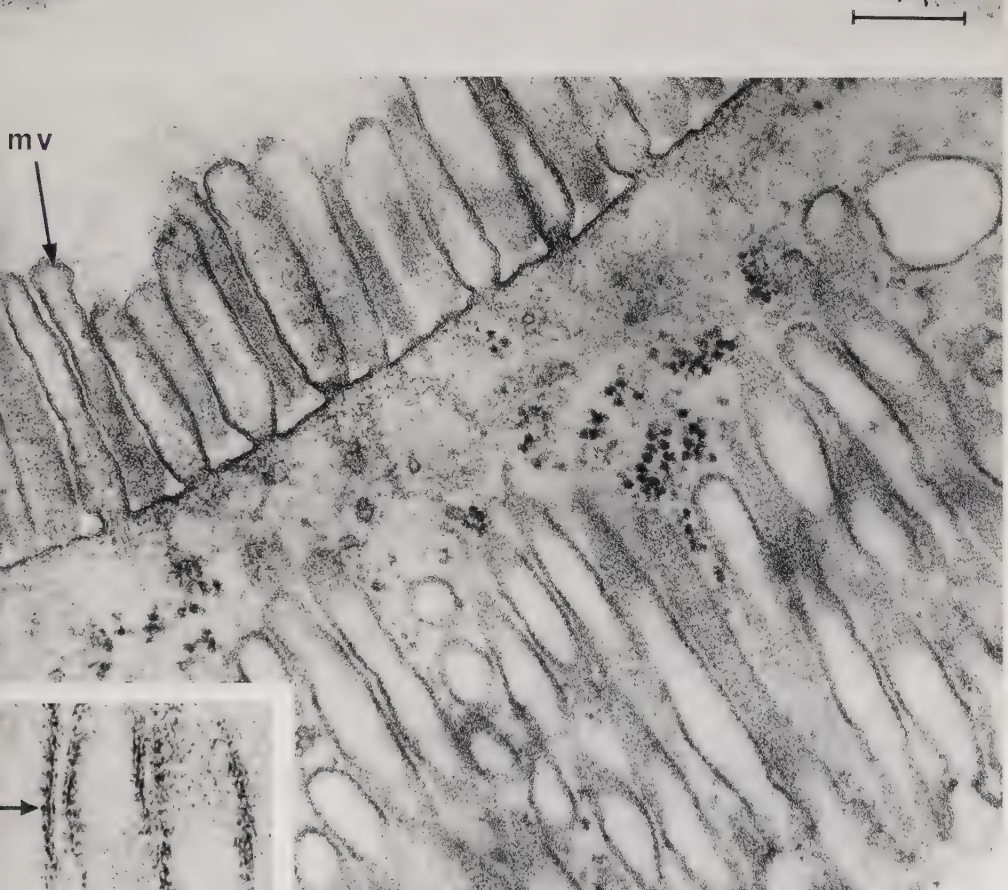
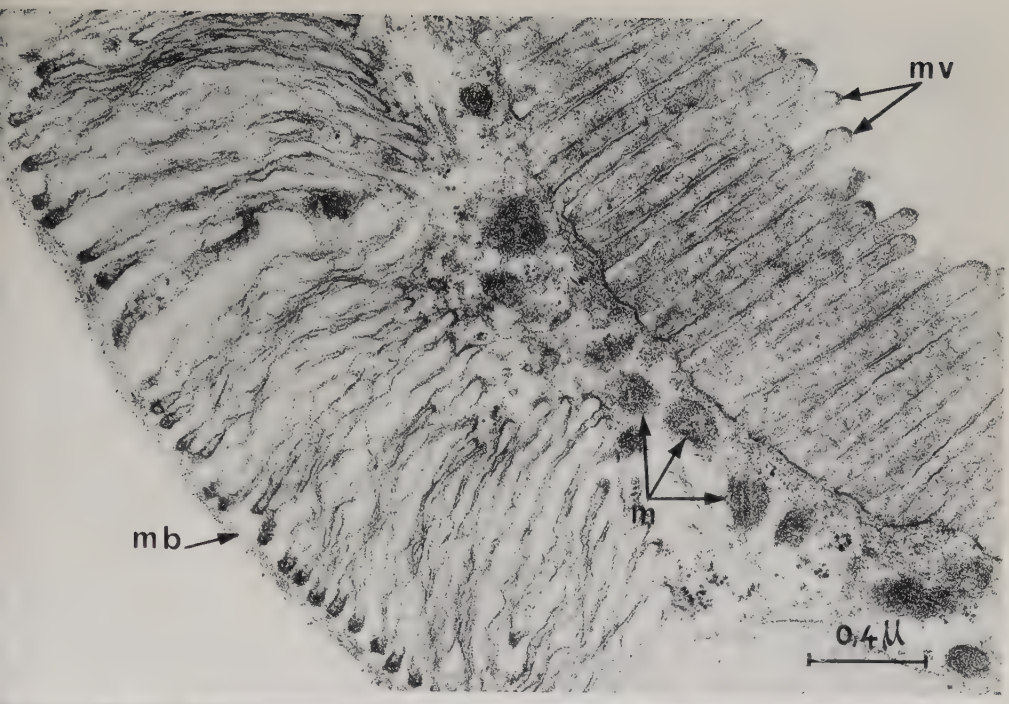

mv
mb
0,2 µ
0,1 µ

Planche V

Convergence entre les ultrastructures des tubes de Malpighi et de l'intestin moyen terminal dans la chambre filtrante; *m*, mitochondries; *mb*, membrane basale; *mt*, microtubule; *mv*, microvillosités. Fixation : OsO_4 - phosphate 0,1 M; × 40 000.

Fig. a. — Tube de Malpighi.

Fig. b. — Intestin moyen terminal. Les microvillosités sont légèrement plus denses aux électrons que celles des tubes de Malpighi.


mv
m
mb
0,4 µ

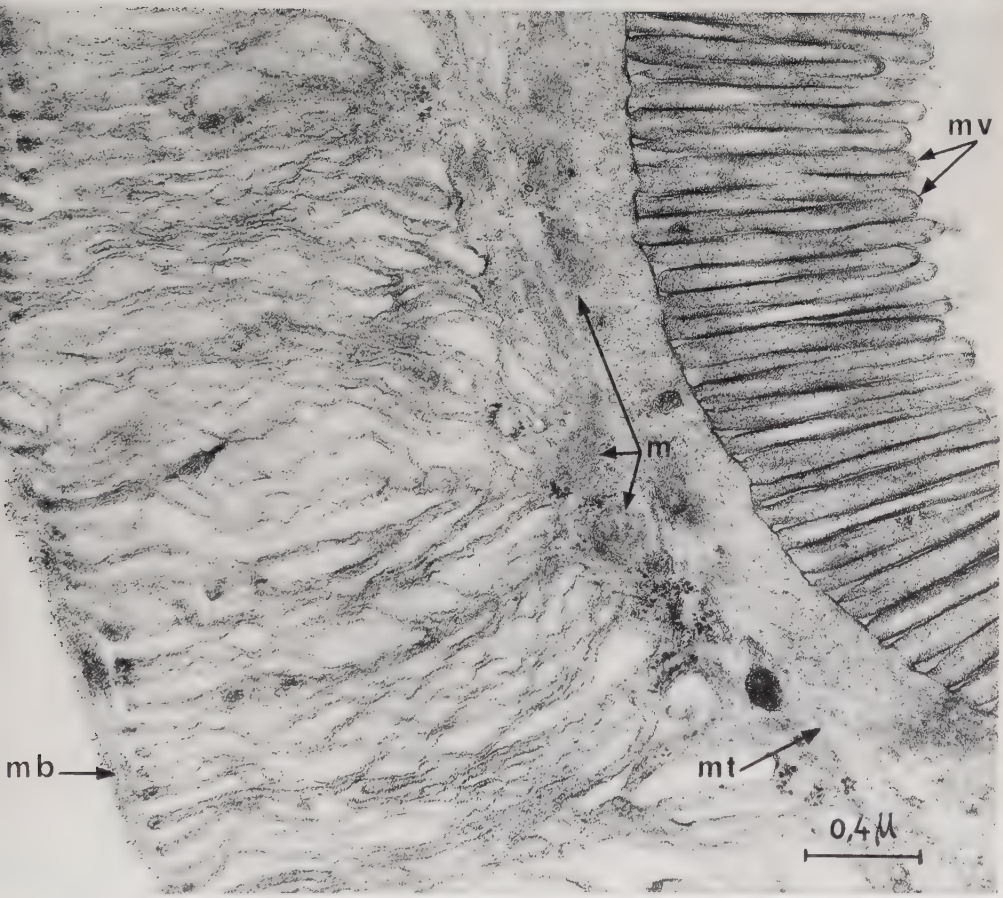

mv
m
mb
mt
0,4 µ

Planche VI

Réaction au complexe d'argent-méthènamine après oxydation périodique. La distinction entre les tubes de Malpighi et l'intestin moyen terminal devient possible dans la chambre filtrante. Fixation : OsO_4 - phosphate 0,1 M; × 37 500.

Fig. a. — Intestin moyen initial.

Fig. b. — Intestin moyen terminal.

Fig. c. — Tube de Malpighi. Absence de précipité sur les microvillosités due à l'absence de polysaccharides.

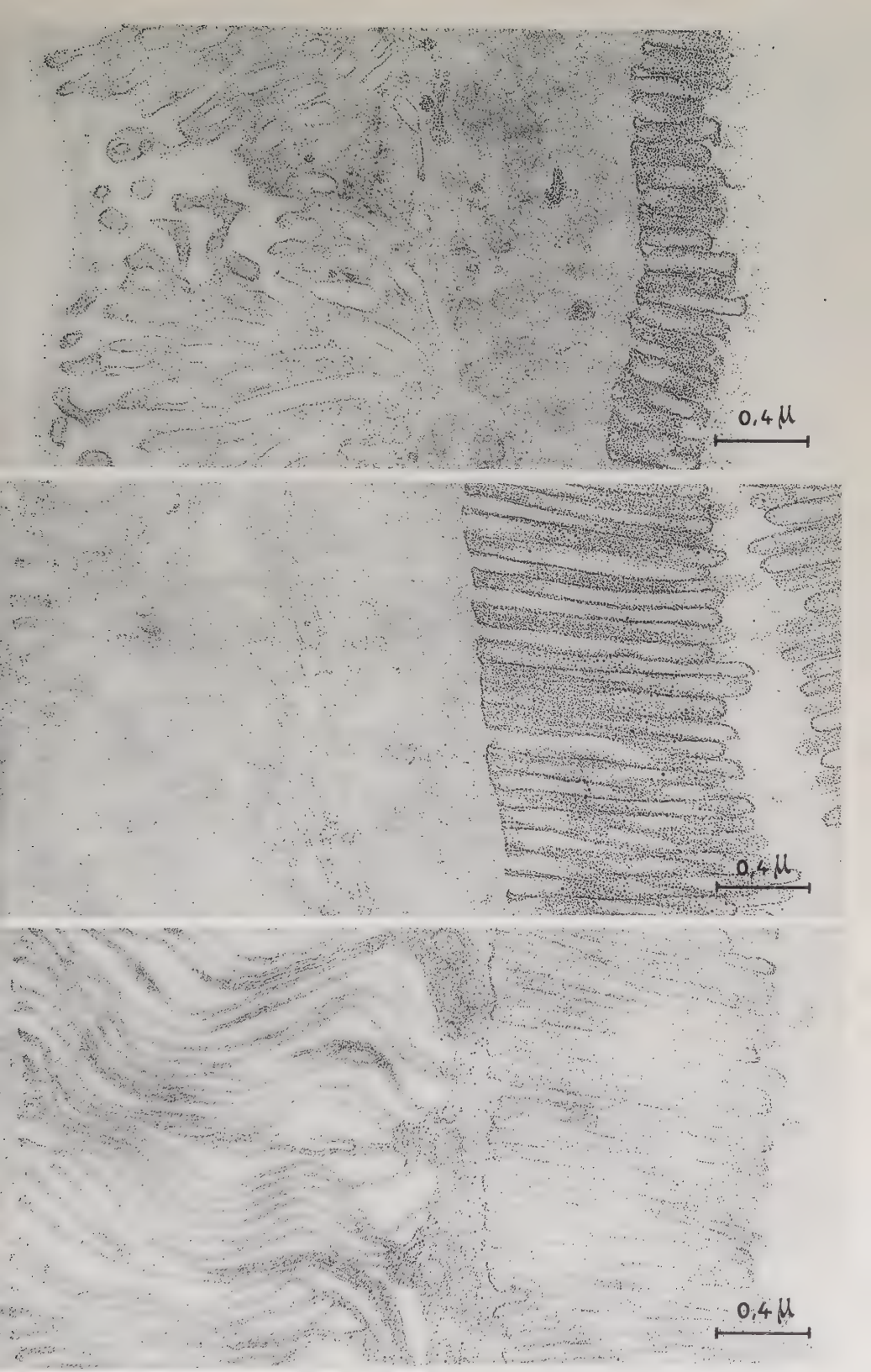

0,4 μ
0,4 μ
0,4 μ

Planche VII

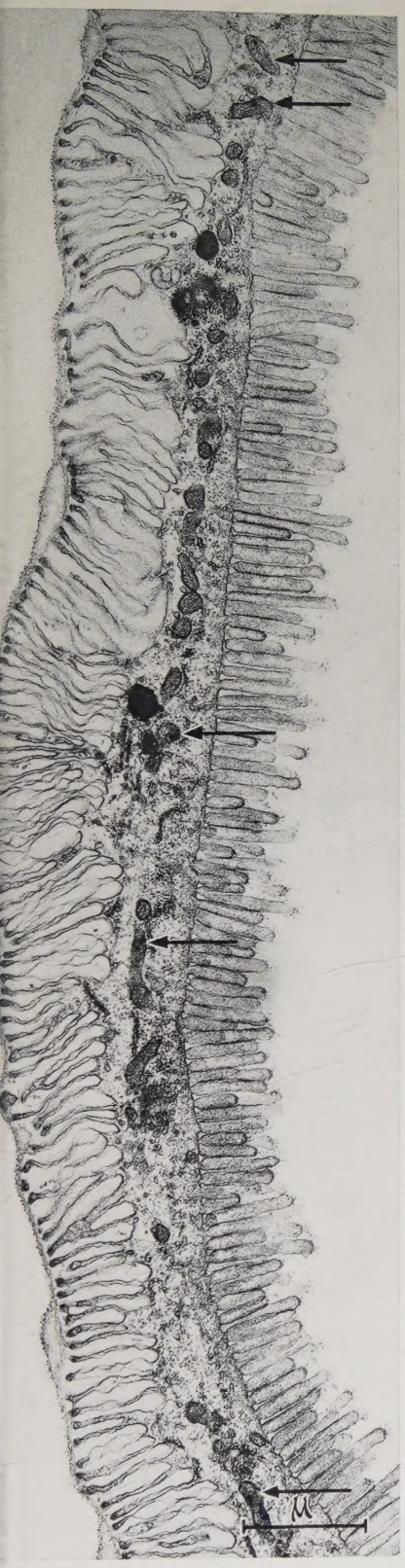
Détection histochimique des fortes concentrations de sodium dans la chambre filtrante. Fixation : OsO_4 - pyroantimoniate de potassium.

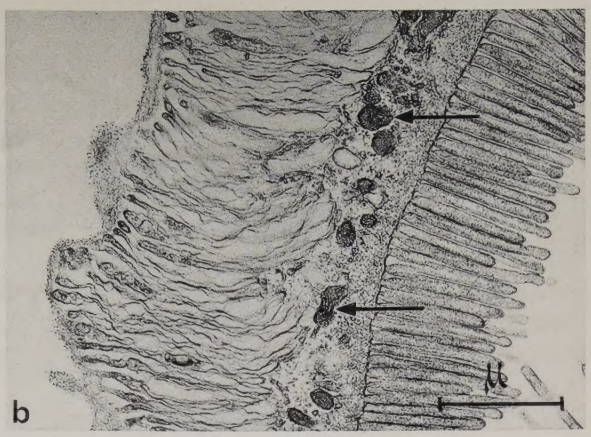
Fig. a. — Tube de Malpighi chez un insecte normalement alimenté. Quelques précipités sont visibles dans les mitochondries; × 17 000.

Fig. b. — Intestin moyen terminal chez un insecte jeûnant. Des précipités sont encore visibles dans les mitochondries; × 17 000.

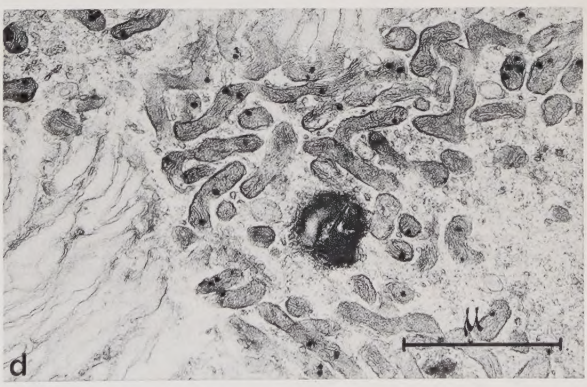
Fig. c. — Coupe transversale des replis lamellaires de l'intestin moyen terminal chez un insecte pompant du Ringer. Aucun précipité n'est visible; × 17 000.

Fig. d. — Même insecte que dans la figure précédente. Dans les mitochondries les précipités sont importants; × 21 000.




b

c


d

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

MANUSCRITS. Les manuscrits doivent être envoyés à la Société Française de Microscopie Electronique, 24, rue Lhomond, Paris (5e).

Bien que la langue officielle soit le *français*, le journal accepte des articles en *anglais* ou en *allemand*.

Les manuscrits doivent être dactylographiés en double interligne.
Les mémoires ne peuvent en général dépasser 20 pages imprimées, soit 50 000 caractères environ. Les lettres à l'éditeur : deux pages imprimées, soit 5 000 caractères.

ILLUSTRATIONS PHOTOGRAPHIQUES. Les photographies sont reproduites sur des planches hors texte par phototypie sur papier pelliculé; celles-ci sont placées à la fin de l'article; la justification des planches est de 140 × 210 mm. Elles sont numérotées en chiffres romains; si un planche comporte plusieurs micrographies, celles-ci sont désignées par les lettres : a, b, c, etc... à l'intérieur de chaque planche. Il est demandé aux auteurs de faire parvenir deux jeux des photographies : un jeu où les photographies sont assemblées et lettrées selon les désirs de l'auteur, un second jeu non monté et non lettré. Le montage des planches et le lettrage sont faits par les éditeurs, ceci afin de rendre plus homogène la présentation des documents. Le journal offre quatre planches hors texte gratuites par mémoire. Les lettres à l'éditeur ne comportent qu'une planche gratuite. Les planches supplémentaires sont aux frais de l'auteur au prix de 300 F chacune.

FIGURES AU TRAIT. Les figures et schémas au trait ainsi que leurs légendes sont reproduits dans le texte et leur place doit être indiquée sur le manuscrit. Elles sont numérotées en chiffres arabes.

BIBLIOGRAPHIE. Les références des auteurs cités dans le texte sont placées à la fin de l'article et disposées par ordre alphabétique. Elles peuvent alors être numérotées pour faciliter les renvois du texte à la bibliographie.

Le journal, le volume, la première et la dernière page ainsi que le titre de l'article doivent être indiqués.

La ponctuation doit être placée selon le modèle :

1. FAURÉ-FREMIET E., 1961. Le cytoplasme stomo-pharyngien des Ciliés cyrtophores *C.R. Ac. Sc.*, **253**, 357-362.
2. GIBBONS I.R. et GRIMSTONE A.V., 1960. On flagellar structure in certain flagellates *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **7**, 697-716.
3. WIESENBERGER E., 1958. Die Anwendung Mikrochemischer Nachweisverfahren in der Electronenmikroskopie. *Quatrième Congrès International de Microscopie Electronique*, Springer éd., Berlin. I, 769-779.

RÉSUMÉS. Il est demandé deux résumés : *un résumé en français et un autre en anglais* qui sont placés à la fin de l'article. Chacun de ces résumés ne doit pas dépasser une quinzaine de lignes soit 1 000 caractères environ. Il n'est pas demandé de résumé pour les lettres à l'éditeur.

TIRÉS A PART. En même temps que l'envoi de son manuscrit, il est demandé à l'auteur de préciser le nombre de tirés à part désiré. Ceux-ci lui sont facturés au prix coûtant. Pour des raisons techniques dues au procédé de reproduction par phototypie, le nombre de tirés à part ne peut être inférieur à 200. Au-delà de ce nombre les tirés à part sont fournis par multiple de 100.

IMP. LOUIS-JEAN 05 GAP